УДК 595.422:591.3

А. В. Ястребцов

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ PHYTOSEIULUS PERSIMILIS (PARASITIFORMES, PHYTOSEIIDAE)

Эмбриональное развитие гамазовых клещей изучалось в большинстве случаев на примере паразитических форм (Steding, 1924, Warren, 1940, 1941, Акимов, Ястребцов, 1988, 1990), свободноживущие виды практически не исследованы, за исключением небольшой работы Жуковского (Zukovski, 1964, 1966) по поздним этапам эмбриогенеза *Pergamasus brevicornis*. В то же время для выяснения черт специализации в индивидуальном развитии к паразитическому образу жизни необходимо знать процессы эмбриогенеза у свободноживущих форм. Удобным объектом для этих целей может служить растениеобитающий свободноживущий хищник *Phytoseiulus persimilis*, изучению эмбриологии которого посвящено настоящее исследование.

Материал и методы. Взрослых самок, взятых из культуры, отсаживали в камеры. Определяли время откладки яиц и вели наблюдения над развитием с постоянным отбором части эмбрионов для последующего гистологического изучения (фиксировали жидкостью Буэна и Карнуа) вплоть до выхода личинки. После фиксации яйца препарировали по обычным гистологическим методикам (Роскин, Левинсон, 1957). Срезы окрашивали гематоксилином Эрлиха и азокармином по Гейденгайну.

Дробление и гаструляция. В репродуктивной системе самки проходит подготовительный этап вителлогенеза одновременно только одно яйцо. В утерусе яйцо за счет секреторной деятельности клеток эпителия покрывается оболочкой (хорионом) и после откладки преступает к дроблению. Яйца *Ph. persimilis* при 20 °C развиваются в течение 2,65 сут (Amano, Chant, 1977). Яйца обычного для гамазовых клещей центролецитального типа. Хорошо различимое первоначально ядро делится, и образующиеся мелкие ядра мигрируют в тонкий слой периплазмы (2—8 ч после откладки). Вокруг ядер при этом сохраняется тонкий слой цитоплазмы (рисунок). В периплазме ядра равномерно распределяются вдоль поверхности, но границы отдельных клеток первоначально не просматриваются. В результате этих процессов происходит образование бластодермы перибластулы (рисунок, 6—10 ч после откладки). После образования бластодермы в полости, содержащей большое количество желточных гранул, не удалось обнаружить первичные вителлофаги. Почти сразу же после образования бластодермы на вентральной поверхности яйца начинаются процессы, связанные с клеточной дифференциацией (8—14 ч после откладки). Первоначально происходит выселение группы клеток бластодермы внутрь. Образующиеся в результате деления клетки крупнее бластодермальных, а их цитоплазма окрашивается более интенсивно. Клетки этого типа образуют компактную массу на вентральной поверхности и почти сразу же дифференцируются на клетки мезодермы и энтодермы. Клетки мезодермы мелкие, с темноокрашивающейся цитоплазмой и небольшим ядром, мигрируют вдоль вентральной поверхности эмбриона. Клетки энтодермы, более крупные со слабоокрашивающейся цитоплазмой и относительно более крупным ядром мигрируют в полость, содержащую желток, и образуют вторичные вителлофаги. Часть клеток энтодермы мигрируют вдоль вентральной поверхности эмбриона, постепенно охватывают желток, располагаясь первоначально рыхло, не образуя непрерывного слоя (12—20 ч после от-

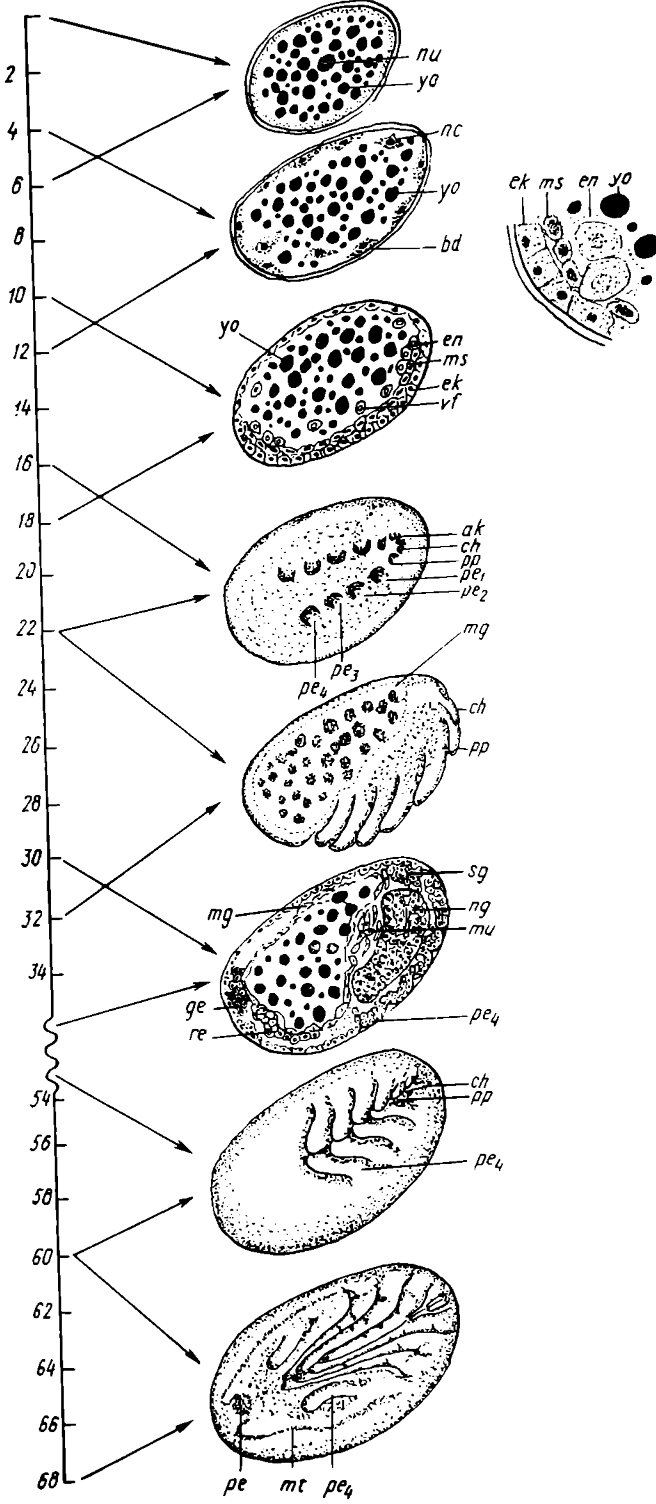


Схема эмбриогенеза *Ph. persimilis*: *ak* — головная лопасть; *bd* — бластодерма; *ch* — хелицеры; *ek* — эктодерма; *en* — энтодерма; *ge* — половой зачаток; *mg* — средняя кишка; *ms* — мезодерма; *mt* — мальпигиевые сосуды; *mu* — мышцы; *nc* — ядра дробления; *ng* — синганглий; *nu* — ядро; *pe* — зачатки конечностей; *pp* — педипальпы; *re* — ректальный пузырь; *sg* — слюнные железы; *yo* — желточные гранулы.

кладки), а в дальнейшем, к концу предличиночного морфогенеза, образуют непрерывный эпителий средней кишки. Участие вителлофагов в образовании эпителия средней кишки не наблюдалось. Первоначально веретеновидные клетки бластодермы к концу этого периода приобретают пирамидальную или кубическую форму и характер многорядного эпителия, образуя эктодерму. Часть из них удлиняется и покрывает сплошным слоем всю поверхность эмбриона, выделяя на поверхности кутикулу.

Предличиночный морфогенез. Практически одновременно с обрастанием энтодермой желточных гранул происходит дифференциация зародышевой полоски на сомиты. Небольшими перетяжками вентральная полоска разделяется на семь неравных частей. Самая задняя представляет собой интегрированные сегменты опистосомы и анальной лопасти, а шесть передних — зачатки I—VI сегментов просомы (14—22 ч после откладки, рисунок). Из задней части неразделенной на сомиты мезодермы выселяется группа клеток генеративного зачатка. Клетки генеративного зачатка более округлы и среди них наблюдается значительная мейотическая активность. В общем они представляют собой достаточно компактную клеточную массу, располагающуюся в задней части зародыша ближе к вентральной его поверхности (14—18 ч после откладки, рисунок). Зародышевая полоска в этот момент имеет максимальную длину, и ее задний конец заворачивается на дорсальную сторону, хотя и не соединяется с передним участком, но подходит к нему на достаточно близкое расстояние. Образуются прокто- и стомодеум. После образования сегментов на вентролатеральной поверхности зародыша начинают образовываться зачатки конечностей (18—22 ч после откладки, рисунок). Внутренняя полость зачатка конечности остается открытой в сторону полости зародыша и апикально выстилается мезодермальными клетками. В дальнейшем, в процессе всего периода эмбриогенеза, происходит рост зачатков конечностей (особенно III—VI сегментов). Первоначально все конечности удлиняются по направлению к медиальной линии (22—32 ч после откладки), затем они вытягиваются вдоль вентромедиальной поверхности зародыша назад, причем третья пара ног прикрывает зачатки четвертой пары, которые замедляют свое развитие и даже слегка редуцируются, оставаясь под третьей парой ходильных конечностей (30—48 ч после откладки, рисунок). Одновременно с ростом конечностей просомы происходит образование центрального нервного ганглия, который дифференцируется из вентрального скопления клеток эктодермы на переднем конце зародыша в районе сегментов II—IV вентрально. Он дифференцируется сразу как компактный зачаток, причем нейропилярный слой первоначально не просматривается, и первичная нервная цепочка не образуется. Из эктодермальных клеток на переднедорсальной поверхности эмбриона дифференцируется небольшое скопление клеток, которые, вероятно, представляют собой зачаток слюнной железы. Закладку других желез проследить не удалось. К концу предличиночного морфогенеза эмбрион имеет слепой зачаток средней кишки, нервный ганглий с тонким слоем нейропилярной массы, генеративный зачаток, дифференцированные, но не развитые в полной мере все шесть пар конечностей.

Личиночный морфогенез. Началом личиночного морфогенеза служит образование кутикулы, которая скрывает зачатки четвертой пары ног (40—50 ч после откладки). К этому моменту происходит образование зачатков практически всех органов. Позади средней кишки дифференцируется группа клеток, дающая начало ректальному пузырю и мальпигиевым сосудам. Соединение проктодеума с ректальным пузырем происходит на заключительных этапах личиночного морфогенеза, когда мальпигиевы сосуды достигают района VI сегмента, а в их просвете наблюдаются гранулы гуанина (55—60 ч после откладки). Соединение стомадеума с зачатком средней кишки происходит значительно раньше. Зачатки конечностей двух передних сегментов смещаются акси-

ально. Причем зачаток второй пары сливается в основании, образуя основание гнатосомы. К сожалению, не удалось проследить судьбу акрона. К моменту выхода из яйца личинка практически имеет все системы органов, хотя некоторые из них в зачаточном состоянии. Репродуктивная система представлена только собственно генеративными элементами, состоящими из гоний и клеток сателитов, яйцепроводящие пути неразвиты. Нервная система, хотя и имеет все основные ганглии, но нейропилярная масса относительно кортикального слоя занимает значительно меньший объем, а межганглионарные комиссурно-коннективные связи плохо дифференцированы. В просвете средней кишки наблюдаются отдельные гранулы желтка.

Заключение. Изучение свободноживущего клеща *Phytoseiulus persimilis* и сравнение полученных данных с описанием эмбриогенеза других гамазид (Steding, 1924; Warren, 1940, 1941; Акимов, Ястребцов, 1986 и др.) показало, что эмбриональное развитие как свободноживущих, так и паразитических видов сходно (не принимая во внимание эмбриогенез Spinturnicidae), а изменения связаны с яйцерождением и развитием первых онтогенетических стадий в эмбриогенезе, при котором отдельные процессы органогенеза, приуроченные к личиночному морфогенезу, частично смещаются в протонимфальный морфогенез. Наиболее характерны эти процессы для специализированных паразитических видов (например, *Varroa jacobsoni*). Выходящая из-под яйцевой оболочки личинка *Ph. persimilis* не имеет принципиальных отличий во внутренней организации от следующей стадии — протонимфы, за исключением степени развития отдельных систем органов, в том числе и степени развития последней пары ходильных конечностей, которые у личинки несколько недоразвиты и скрыты под личиночной кутикулой. Личинка также не имеет каких-либо специфических провизорных образований. Исходя из этого, можно с полным основанием поддержать мнение о том, что личинка гамазовых клещей по своему онтогенетическому уровню соответствует скорее первой нимфальной стадии, а развитие собственно личиночной фазы смещается в эмбриогенез (Athias-Binch, 1986). Процессы эмбриогенеза занимают половину времени всего онтогенеза. Начало дробления только после откладки яйца и выход из яйца сформированной подвижной личинки говорят о незначительной специализации эмбриогенеза *Ph. persimilis* по сравнению с другими изученными в этом отношении видами.

Акимов И. А., Ястребцов А. В. Эмбриональное развитие паразитического клеща Varroa jacobsoni Oudemans, 1904 (Parasitiformes, Varroidae) // Вестн. зоологии.— 1988.— N 3.— С. 55—62.

Акимов И. А., Ястребцов А. В. (Akimov I. A., Yastrebtsov A. V.) Embrionic development of the mite Spinturnix vespertiliones (Parasitiformes, Spinturnicidae) // Acarologia.— 1990.— **31**, N 1.— P. 3—12.

Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника.— М.: Сов. наука, 1957.

Amano H., Chant D. A. Life history and reproduction of two species of predaceous mites, Phytoseiulus persimilis and Amblyseius andersoni (Acarina, Phytoseiidae) // Can. J. Zool.— 1977.— **55**.— P. 1978—1983.

Athias-Binch F. Signification adaptative des différents types de developpements postembryonnaires chez les Gamasides (Acariens: Anactinotriches) // Ibid.— 1986.— **65**, N 6.— P. 1299—1310.

Steding E. Zur Anatomie und Histologie von Halarachne otariae // Z. Wiss. Zool.— 1924.— **121**.— S. 442—493.

Warren E. On the genital system of Dermanyssus gallinae and severae other Gamasidae // Ann. Natal. Mus.— 1940.— **9**.— P. 409—459.

Warren E. On the genital system and modes of reproduction and dispersal in certain gamasid mites // Ibid.— 1941.— **10**.— P. 95—126.

Zukovski K. Investigations into the embryonic development of Pergamasus brevicornis // Zool. pol.— 1964.— **14**.— P. 247—268.

Zukovski K. The development of the forth pair of walking limbs during the ontogenesis of some Gamasides (Parasitiformes, Mesostigmata) // Ibid.— 1966.— **16**.— P. 31—36.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 05.02.90

Embryonic Development of the Mite Phytoseiulus persimilis (Parasitiformes, Phytoseiidae). Yastrebtsov A. V.— Vestn. zool., 1991, N 3.— Described embryogenesis of the plant dwelling mite, *Phytoseiulus persimilis* is found to be common to gamasid mites type. Cleavage superficial, with periblastula formation (2—10 hours after oviposition). Ectoderm and mesoderm formation are of immigration type (8—14 hours). During prelarval morphogenesis, segmentation (all prosomal segments and opistosoma), mid-gut, ganglionic mass and generative organs formation take place (14—32 hours). During larval morphogenesis, gnathosome and walking legs formation, linkage of fore-, mid- and hind-gut, larval cuticle formation, under which IV pair of legs remains, take place (32—70 hours). It is shown that IV pair of legs developmental delay is a result of the rest legs growth in a limited space caudally. Morphological level of the hatching larva responds to the 1st nymphal stage.

УДК 598.2:611—018.46

Е. В. Скрипченко

СТРОМА КОСТНОГО МОЗГА ПТИЦ

Усложнение общей организации птиц по сравнению с пресмыкающимися, появление теплокровности, переход к обитанию в новой среде отразились на строении скелета, кроветворных органов и кроветворении. У птиц намечается разделение лимфоидного и миелоидного кроветворения. Кроме специального лимфоидного органа — фабрициевой сумки — у пластинчатоклювых птиц появляется новое лимфоидное образование — паратрахеальные узлы (Акилов и др., 1979). До настоящего времени остается спорным вопрос о топографии эритропоэза у птиц. Большинство исследователей склонны считать, что эритропоэз у птиц происходит интраваскулярно (Sorrel et al., 1982; Weiss., 1980 и др.), хотя есть и другое мнение. У птиц (взрослые голуби и куры), как и у низших позвоночных, эритробластические островки в кроветворной ткани не обнаружены (Bassis, 1976), все же некоторые исследователи (Хамидов и др., 1978) рассматривают эритропоэз как внесосудистый процесс. Изучая дифференцировку и пролиферацию кроветворных клеток костного мозга у птиц, исследователи обратили внимание на наличие контактов между созревающими кроветворными и стромальными клетками (Sorrel et al., 1982; Weiss, 1980). Возможно, прямые взаимодействия этих клеток имеют определяющее значение в гемопоэзе птиц.

Это явление заслуживает особого внимания, необходимо определить, являются ли эти контакты местами только тесного соприкосновения или они играют роль в обмене специальной информацией между клетками. Но прежде всего следует выяснить клеточный состав стромы костного мозга у птиц и морфофункциональные особенности стромальных элементов, поскольку такие сведения в литературе скудны и фрагментарны.

Материал и методы исследования. Стромальный компонент костного мозга исследовали под световым и электронным микроскопом. Для световой микроскопии готовили пленочные препараты и микротомные срезы. В качестве материала использован костный мозг курицы домашней *(Gallus gallus)*, голубя сизого *(Columba livia)*, поползня обыкновенного *(Sitta europaea)*, воробья домового *(Passer domesticus)*. Для микротомных срезов материал фиксировали 10 %-м нейтральным формалином и заливали в парафин. Срезы окрашивали гематоксилин-эозином и ШИК-реакцией. Ретикулиновые волокна выявляли импрегнацией серебром (Волкова и др., 1971) на пленочных препаратах костного мозга курицы домашней и голубя сизого. Для электронной микроскопии образцы костного мозга голубя сизого и воробья домового фиксировали в 2,5-м глютаральдегиде и 2 %-м OsO_4, заливали в аралдит. Ультратонкие срезы после монтажа на сеточках и контрастирования по методу Рейнольдса исследовали под трансмиссионным электронным микроскопом «Тесла БС-500».

Результаты и выводы. У птиц костномозговая строма включает мембранно-фибриллярный и клеточный компоненты. Сеть переплетающихся и ветвящихся аргирофильных ретикулиновых волокон оплетает крове-